DOI:10.11931/guihaia.gxzw201903029

神农架天然针阔混交林群落的种间联结性

周秋静[1,2]，赵常明[1]，舒化伟[3]，葛结林[1]，赵本元[4]，
杨林森[4,5]，姜治国[4,5]，陈芳清[2]，谢宗强[1,2*]
（1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室，北京 100093；2. 三峡大学生物与制药学院，湖北 宜昌 443002；3. 湖北省兴山县国有龙门河林场，湖北 兴山 443700；4．湖北神农架国家公园管理局，湖北 神农架 442421；5.神农架金丝猴保育生物学湖北省重点实验室，湖北 神农架 442421）

摘要：为揭示神农架天然针阔混交林群落优势物种间相互作用规律，我们在神农架国家公园内选取了 1 hm^2 的森林动态监测样地，利用方差比率法（*VR*）、χ^2统计量检验、联结系数（*AC*）研究该群落的乔木层、灌木层、草本层优势种的种间联结性。结果表明：经χ^2统计量检验，乔木、灌木、草本层优势种种对中正负联结比依次为 0.70、0.61、1.14，方差比率法（*VR*）测出各层次总体联结性均为显著正联结，说明针阔混交林群落正朝着稳定的方向演替。联结系数（*AC*）结果显示乔木层有 32.05%的负关联种对，针叶和阔叶优势树种间存在强烈的竞争关系，正联结关系仅存在阔叶树种间；灌木层和草本层分别有 48.89%、34.17%的负关联种对，是由于具有相似生态学特性的物种对有限资源的竞争；乔木层、灌木层和草本层分别有 65.38%、35.56%、44.17%的无关联种对，可能是物种占据合适生态位，物种间依赖性降低。研究表明，神农架天然针阔混交林群落中少数种对的生境趋同性使种间表现为正联结，由于生态位重叠过多造成资源竞争使大多种对表现为负联结，同时，较多优势种因占据合适的生态位使种对联结性弱。

关键词：生态位，种间竞争，稳定性，群落演替，经营管理
中图分类号：Q948.15　　　　　**文献标识码：**A

Interspecific association of natural mixed needle- and broad-leaf forest community in Shennongjia

ZHOU Qiujing[1,2], ZHAO Changming[1], SHU Huawei[3], GE Jielin[1], ZHAO Benyuan[4],
YANG Linsen[4,5], JIANG Zhiguo[4,5], CHEN Fangqing[2], XIE Zongqiang[1,2*]

（1. *Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change*, Beijing 100093, China; 2. *College of Biological and Pharmaceutical Science, China Three Gorges University*, Yichang 443002, Hubei, China; 3. *Xingshan County State-owned Longmen River Forest Farm*, Xingshan 443700, Hubei, China; 4. *Hubei Shennongjia National Park Administration*, Shennongjia 442421, Hubei, China; 5. *Shennongjia Rhinopithecus Key Laboratory of Conservation Biology in Hubei Province* , Shennongjia 442421, Hubei, China）

Abstract: In order to reveal the interaction between dominant species in the natural mixed needle-

基金项目：中国科学院前沿科学重点研究项目（QYZDY-SSW-SMC011）；中国科学院战略性先导科技专项（XDA19050402） [Supported by Advanced Science Key Research Project of Chinese Academy of Sciences (QYZDY-SSW-SMC011)；Supported by Sciences Strategic Pilot Technology of Chinese Academy (XDA19050402)]。
作者简介：周秋静（1994-），女，湖北荆门人，硕士，研究方向为群落生态学，(E-mail) 1104431700@qq.com。
***通信作者：**谢宗强，博士，研究员，研究方向为森林生态学，(E-mail) xie@ibcas.ac.cn。

and broad-leaf forest community in Shennongjia, We selected 1 hm^2 dynamic monitoring plot of a natural mixed needle- and broad-leaf forest community in Shennongjia National Park, variance ratio (*VR*), χ^2test, and association coefficient (*AC*) were used to determine the interspecific association of dominant species of tree, shrub and herb in the community, and founded that: According to the χ^2test, the positive-negative correlation ratios of the dominant species of tree, shrub and herb layers were 0.70, 0.61 and 1.14, respectively. *VR* measured the overall association of each layer was significant positive correlation, the community was succeeding in a stable direction. From *AC*, there were 32.05%% negative association pairs in the tree layer, the coniferous and broad-leaved dominant species had a highly competition, and the positive correlation existed only between broad-leaved species. The shrub layer and the herb layer had 48.89% and 34.17% negative correlation pairs, respectively. It was due to the competition of limited resources by species with similar ecological characteristics. There were 65.38%, 35.56%, and 44.17% unrelated species pairs in the arbor, shrub, and herb layer, respectively. It may be that the species occupied a suitable niche and the dependence between species was reduced. It showed that a few pairs tended to the same habitat and species had a positive correlation. Due to the excessive overlap of niches, resource competition made a large number of pairs perform negatively. And more dominant species had weak connection due to occupying the appropriate niche.

Key words: niche, inter-specific competition, stability, community succession, management

种间联结指的是不同物种在空间分布上的彼此关联性(王伯荪，1995；Ward et al.，1996)，群落中生境的不同使得物种的空间分布也不一样，物种之间在空间分布上有一定的联系（Yang et al.，2016)，种间联结描述的是物种相互影响相互作用后的结果(邓莉萍等，2015；徐满厚等，2016)。分析物种间的联结程度，可以了解种间是相互吸引还是相互排斥，这对研究群落组成和演替趋势具有重要意义，同时，也为植被的恢复与管理、物种多样性的保护提供科学依据（Lieberman & Lieberman，2007；杨兆静等，2013)。种间联结性通常以物种是否出现的二元数据为基础利用χ^2统计量、*W* 检验、联结系数(*AC*)、共同出现百分率(*PC*)、Ochiai 指数(*OI*)、Dice 指数(*DI*)等对两个物种是否存在关联做定性检验（许金石等，2015；刘海等，2017；)。也有部分学者为确定种间关系运用 Pearson 相关系数、 Spearman 秩相关系数等检验对物种数量进行定量测定（周刘丽等，2015；潘高等，2017)。

针阔混交林在涵养水源、水土保持以及生产力等方面明显优于纯林（周宁，2013)，是天然的生态屏障，具有重要的生态和经济功能。我国学者对针阔混交林的种间联结性研究广泛分布于多个气候带。龚直文等（2011）通过研究温带长白山云冷杉针阔混交林两个演替阶段的乔木种间联结性，发现杨桦将被顶级树种云冷杉替代，针阔混交林阶段是与该地区环境相适应的稳定阶段。陈倩等（2018）发现暖温带的秦岭山地油松天然次生林灌木层的种对联结松散，稳定性差。张志勇等（2003）发现亚热带的两个五针白皮松群落总的种间联结性虽都为正联结，但阴坡的五针白皮松和其他物种无关联，五针白皮松群落有向常绿阔叶林演替的趋势。陈玉凯等（2011）发现热带的海南油杉群落中物种生态位重叠大小与种间正、负关联紧密联系，种间正关联越强，物种生态位重叠越大。

作为世界自然遗产地的神农架拥有我国北亚热带最典型且完整的植被垂直带谱，从低到高海拔依次分布着常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林及草甸等（马明哲 等，2017；谢宗强等，2017)。其中，神农架针阔混交林群落的物种组成和种间联结性尚未得到关注。本文利用方差比率法（*VR*)、χ^2统计量检验、联结系数（*AC*）对神农架天然针阔混交林群落的乔木层、灌木层、草本层优势种的种间联结性进行测定，旨在阐明群落中各优势物种间的相互关系，了解当前的群落结构特点和预测群落的演替趋势和

动态，以期为该神农架天然针阔混交林的经营及群落稳定性的维护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地设在神农架自然保护区的小龙潭（31°28′39″N，110°26′16″E），海拔 2 220~2 300 m，样地坡向为南偏东 75°，坡度为 10°，土壤类型为山地暗棕壤。受亚热带季风气候影响，该区域气温适宜，降水充沛，年降水量为 800~2 500 mm，年均气温为 12.1 ℃，最冷月（1 月）平均气温为-8 ℃，最热月（7 月）平均气温为 26.5 ℃（马明哲 等，2017；谢宗强 等，2017）。样地内群落植被层次清晰，乔木层主要有巴山冷杉（*Abies fargesii*）、华中山楂（*Crataegus wilsonii*）、山杨（*Populus davidiana*）、四川樱桃（*Cerasus szechuanica*）、密毛灰栒子（*Cotoneaster acutifolius* var. *villosulus*）、四蕊槭（*Acer tetramerum*）等；灌木层以鄂西绣线菊（*Spiraea veitchii*）、刺梗蔷薇（*Rose setiipoda*）、须蕊忍冬（*Lonicera chrysantha*）、鞘柄菝葜（*Smilax stans*）、峨眉蔷薇（*Rosa omeiensis*）居多；草本层物种较为丰富，主要是异鳞薹草（*Carex heterolepis*）、早熟禾（*Poa annua*）、湖北大戟（*Euphorbia hylonoma*）、散序地杨梅（*Luzula effusa*）、黄毛草莓（*Fragaria nilgerrensis*）、紫花堇菜（*Viola grypoceras*）等。

1.2 调查方法

依照中国科学院森林生物多样性监测规范，选取神农架自然保护区内受人为干扰轻且发育完整的针阔混交林设立面积 1 hm^2 的固定监测样地。样地为边长 100 m 的正方形，以样地的西南角为原点，用全站仪将样地划分为 100 个 10 m×10 m 的小样方对进行乔木层调查，记录样方内所有胸径（DBH）≥1 cm 乔木的树种名称、树高、胸径、枝下高和冠幅等并挂牌；采用机械布点随机选取样地内 13 个灌木层样方，记录灌木名称、株数、高度和盖度；再将每个 10 m×10 m 灌木样方划分为 4 个 5 m×5 m 的亚样方，选取灌木样方中左上角的亚样方进行草本调查，记录草本名称、株数、高度和盖度。

1.3 数据分析

1.3.1 重要值计算

乔木层树种重要值=（相对密度+相对优势度+相对频度）/3×100%

灌木层、草本层树种重要值=（相对密度+相对频度+相对盖度）/3×100%

由于重要值计算公式的差异，分层选取乔木层、灌木层和草本层中重要值 ≥2%的优势物种作为本次种间联结性的分析对象，并对各层优势种进行统一编号。（如表 1）。

1.3.2 方差比率法（*VR*）

采用方差比率法（Schluter，1984）测定样地内物种间的总体关联性，利用统计量 *W* 检验其关联的显著性。计算公式为:

$$VR=\frac{\frac{1}{N}\sum_{j=1}^{N}(T_j-t)^2}{\sum_{i=1}^{S}P_i(1-P_i)}$$

$$W=VR\times N$$

$$P_i=\frac{n_i}{N}$$

$$t=\frac{T_1+T_2+\cdots+T_j}{N}$$

其中，N 为样方总数；n_i为物种 i出现的样方总数；S 为物种总数；T_j 为样方 j 内出现的物种总数。

当$VR=1$ 时，种间无关联；$VR>1$ 或$VR<1$ 时，种间总体呈正关联或负关联。

当χ^2 (0.95，N) ＜W＜χ^2 (0.05，N)，种间关联不显著；否则，种间关联显著。

1.3.3 χ^2 统计量检验

构建样方调查数据的 2×2 联列表（王伯荪和彭少麟，1985），a为物种 A 和物种 B 均出现的样方数，b为物种 A 出现物种 B 不出现的样方数，c为物种 B 出现物种 A 不出现的样方数，d为物种 A 和物种 B 都不出现的样方数，N为样方总数。如某个种频率达到 100%，c、d值将为 0，为便于计算，可将c、d值加权为 1（王伯荪和彭少麟，1985）。因为取样为非连续性取样，χ^2需用 Yates 连续校正公式计算（张金屯，2004）：

$$\chi^2 = \frac{(|ad - bc| - 0.5N)^2 N}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}$$

根据查表，χ^2＞6.635，即P＜0.01 时，种间联结极显著；3.841＜χ^2＜6.635，即 0.01≤P≤0.05 时，种间联结显著；χ^2＜3.841，即 P＞0.05 时，种间独立。当 *ad*＞*bc*，为正联结，*ad*＜*bc*，为负联结。

1.3.4 联结系数（*AC*）

联结系数 *AC* 可进一步说明χ^2统计量检验不显著的种对之间的联结程度及大小（Dice，1945）。

如果 *ad*≥*bc*， *AC* = (*ad*－*bc*) / [(*a*+*b*) (*b*+*d*)]

如果 *bc*＞*ad* 且 *d*≥*a*， *AC* = (*ad*－*bc*) / [(*a*+*b*) (*a*+*c*)]

如果 *bc*＞*ad* 且 *d*＜*a*，*AC* = (*ad*－*bc*) / [(*b*+*d*) (*d*+*c*)]

式中，*AC* 值的范围介于－1 到 1 之间， 其值越接近于 1，表明物种的正联结性越强；其值越接近于－1，表明物种的负联结性越强；其值为 0 时，种对间表现出相互独立的特点。

表 1 神农架天然针阔混交林群落优势物种编号

Table 1 Code of dominant species of natural mixed needle- and broad-leaved forest in Shennongjia

编号 No.	乔木层物种 Species of tree layer	重要值 Important values (%)	编号 No.	灌木层物种 Species of shrub layer	重要值 Important values (%)	编号 No.	草本层物种 Species of herb layer	重要值 Important values (%)
1	巴山冷杉 *Abies fargesii*	25	1	鄂西绣线菊 *Spiraea veitchii*	16	1	异鳞薹草 *Carex heterolepis*	10
2	华中山楂 *Crataegus wilsonii*	16	2	刺梗蔷薇 *Rose setiipoda*	10	2	早熟禾 *Poa annua*	10
3	山杨 *Populus davidiana*	9	3	须蕊忍冬 *Lonicera chrysantha*	9	3	湖北大戟 *Euphorbia hylonoma*	9
4	四川樱桃 *Cerasus szechuanica*	7	4	鞘柄菝葜 *Smilax stans*	7	4	散序地杨梅 *Luzula effusa*	7
5	四蕊槭 *Acer tetramerum*	5	5	峨眉蔷薇 *Rosa omeiensis*	6	5	黄毛草莓 *Fragaria nilgerrensis*	5
6	灰栒子 *Cotoneaster acutifolius*	4	6	土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	6	6	紫花堇菜 *Viola grypoceras*	5
7	华山松 *Pinus armandii*	4	7	秀丽莓 *Rubus amabilis*	5	7	中日金星蕨 *Parathelypteris nipponica*	5
8	短梗稠李 *Padus brachypoda*	3	8	西南卫矛 *Euonymus hamiltonianus*	2	8	松荫蓼 *Polygonum pinetorum*	4
9	陕甘花楸 *Sorbus koehneana*	3	9	阔叶荚蒾 *Viburnum lobophyllum*	2	9	灯笼草 *Clinopodium polycephalum*	3
10	红桦 *Betula albosinensis*	3	10	多花勾儿茶 *Berchemia floribunda*	2	10	白头蟹甲草 *Parasenecio leucocephalus*	3
11	密毛灰栒子 *Cotoneaster acutifolius* var. *villosulus*	3				11	六叶葎 *Galium hoffmeisteri*	3
12	湖北花楸 *Sorbus hupehensis*	2				12	大落新妇 *Astilbe grandis*	2
13	湖北海棠 *Malus hupehensis*	2				13	山酢浆草 *Oxalis griffithii*	2
						14	三褶脉紫菀 *Aster ageratoides*	2
						15	峨眉蹄盖蕨 *Athyrium omeiense*	2
						16	夏枯草 *Prunella vulgaris*	2

1.3.5 数据处理

样地物种重要值、优势种间方差比率和检验统计量的计算以及优势种间χ^2统计量检验半矩阵图、*AC* 半矩阵图的绘制均采用 Excel 2010。

2 结果与分析

2.1 神农架天然针阔混交林群落不同生活型优势物种间的总体联结性

通过对神农架天然针阔混交林乔木、灌木、草本层优势物种的总体联结性分析，如表 2 所示，方差比率 *VR* 值均＞1，均表现为总体正关联。再利用统计量 *W* 检验其关联的显著性，可知乔木、灌木、草本层优势物种的总体联结性均为显著正联结。

表 2 不同生活型优势物种间总体联结性

Table 2 Overall correlations among different life form dominant species

层次 Layer	方差比率 *VR*	检验统计量 *W*	判定条件 1 Decision condition 1	判定条件 2 Decision condition 2	判定结果 Results
乔木层 Tree layer	20.89	2 089.29	*VR* ＝1 时，种间无关联；*VR*＞1 或*VR*＜1 时，种间总体呈正关联或负关联 When *VR* = 1, there is no correlation between species; when *VR*>1 or *VR*<1, there is a positive or negative correlation between species.	*W* 值落于χ^2临界值（$\chi^2_{0.95(100)}$，$\chi^2_{0.05(100)}$）即（77.93，124.34）区间，种间关联不显著；否则，种间关联显著 *W* value between（77.93，124.34），Insignificant interspecies correlation or Significant interspecies correlation	显著正关联 Significant positive correlation
灌木层 Shrub layer	3.01	39.15		*W* 值落于χ^2临界值（$\chi^2_{0.95(13)}$，$\chi^2_{0.05(13)}$）即（5.89，22.36）区间，种间关联不显著；否则，种间关联显著 *W* value between（5.89，22.36），Insignificant interspecies correlation or Significant interspecies correlation	显著正关联 Significant positive correlation
草本层 Herb layer	45.58	592.56			显著正关联 Significant positive correlation

2.2 神农架天然针阔混交林群落乔木层优势物种种间联结性

由图 1 乔木层优势物种的 χ^2 统计量检验可知，13 个优势物种组成的 78 个种对中，正关联种对有 32 个，占总对数 41.03%；负关联种对有 46 个，占总对数 58.97%，正负关联比为 0.70。其中，极显著正联结种对有 4 个，分别是四川樱桃和四蕊槭、四川樱桃和密毛灰栒子、灰栒子和密毛灰栒子以及短梗稠李和密毛灰栒子；显著正联结种对有 2 个，分别为短梗稠李和湖北花楸、湖北花楸和湖北海棠；极显著负联结种对有 5 对，分别是山杨和华山松、山杨和陕甘花楸、四蕊槭和湖北花楸、短梗稠李和湖北海棠、密毛灰栒子和湖北海棠；显著负联结种对有 6 对，分别是四川樱桃和湖北海棠、华山松和红桦、华山松和湖北海棠、短梗稠李和红桦、陕甘花楸和红桦、陕甘花楸和湖北海棠。整个群落不显著关联种对有 61 个，占总对数 78.21%。

通过图 4 可以看出，78 个种对中 *AC*≥0.2 的正关联种对仅 2 对，为灰栒子和密毛灰栒子；0.2＞AC≥-0.2 无关联种对有 51 对，占总对数 65.38%；*AC*＜-0.2 的负关联种对有 25 对，占总对数 32.05%，其中 *AC*=-1 的极显著负联结种对有 9 对，分别是巴山冷杉和华中山楂、巴山冷杉和山杨、巴山冷杉和四川樱桃、巴山冷杉和灰栒子、巴山冷杉和短梗稠李、巴山冷杉和红桦、巴山冷杉和密毛灰栒子、巴山冷杉和湖北花楸。乔木层物种间大多联结性弱或负联结。

2.3 神农架天然针阔混交林群落灌木层优势物种种间联结性

由图 2 灌木层优势物种的 χ^2 统计量检验可知，10 个优势物种组成的 45 个种对中，正关联种对有 17 个，占总对数 37.78%；负关联种对有 28 个，占总对数 62.22%，正负关联比为 0.61。其中，极显著正联结种对仅有 1 个，为须蕊忍冬和秀丽莓；显著正联结种对也仅有 1 个，为鄂西绣线菊和土庄绣线菊。整个群落不显著关联种对多达 43 个，占总对数 95.56%。

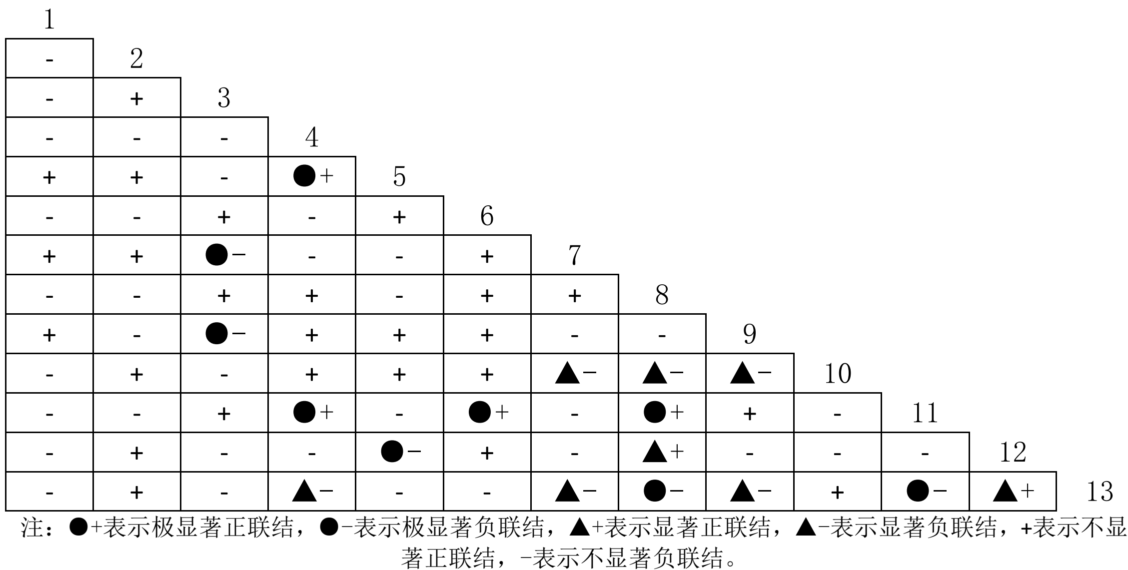
通过图 5 可以看出，45 个种对中 *AC*≥0.2 的正关联种对有 7 对，其中 *AC*=1 的极显著

正联结种对是刺梗蔷薇和鞘柄菝葜；1＞AC≥0.4 显著正联结种对有 2 个，分别是须蕊忍冬和秀丽莓、峨眉蔷薇和秀丽莓；0.2＞AC≥-0.2 无关联种对有 16 对，占总对数 35.56%；*AC*＜-0.2 的负关联种对有 22 对，占总对数 48.89%，其中 *AC*=-1 的极显著负联结种对达 14 对。灌木层物种间大多呈负联结或关联性弱。

2.4 神农架天然针阔混交林群落草本层优势物种种间联结性

由图 3 草本层优势物种的 χ^2 统计量检验可知，16 个优势物种组成的 120 个种对中，正关联种对有 64 个，占总对数 53.33%；负关联种对有 56 个，占总对数 46.67%，正负关联比为 1.14。其中，极显著正联结种对仅有 1 个，为三褶脉紫菀和峨眉蹄盖蕨；显著正联结种对有 3 个，分别是散序地杨梅和白头蟹甲草、松荫蓼和白头蟹甲草、六叶葎和峨眉蹄盖蕨。整个群落不显著关联种对多达 116 个，占总对数 96.67%。

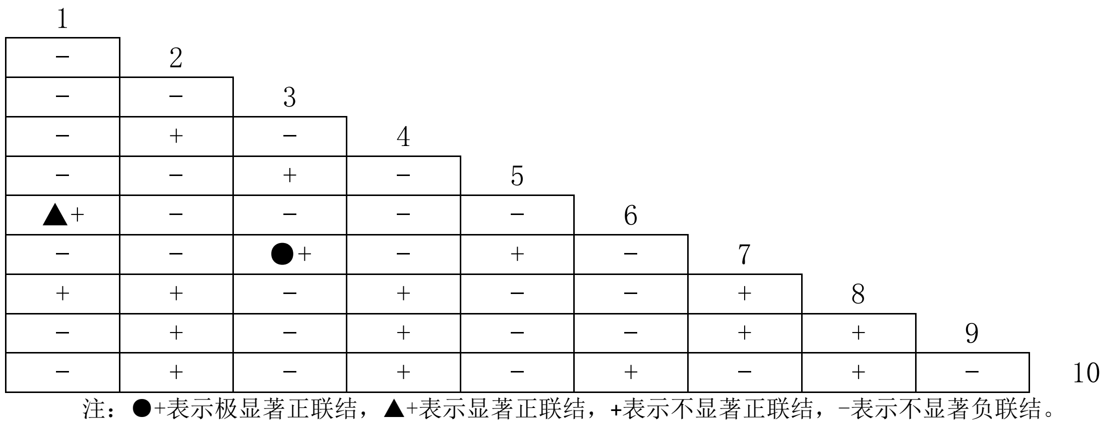
通过图 6 可以看出，120 个种对中 *AC*≥0.2 的正关联种对有 26 对，其中 *AC*=1 的极显著正联结种对有 5 对，分别是早熟禾和湖北大戟、早熟禾和大落新妇、山酢浆草和三褶脉紫菀、山酢浆草和峨眉蹄盖蕨、三褶脉紫菀和峨眉蹄盖蕨；1＞AC≥0.4 显著正联结种对有 7 个；0.2＞AC≥-0.2 无关联种对有 53 对，占总对数 44.17%；*AC*＜-0.2 的负关联种对有 41 对，占总对数 34.17%，其中 *AC*=-1 的极显著负联结种对达 18 对。草本层物种间大多联结性弱或负关联。



Note: ●+ indicates extremely significant positive correlation, ●- indicates extremely significant negative correlation, ▲+ indicates significant positive correlation, ▲- indicates significant negative correlation, + indicates no significant positive correlation, - indicates no significant negative correlation.

图 1 乔木层优势物种间的χ^2统计量检验半矩阵图

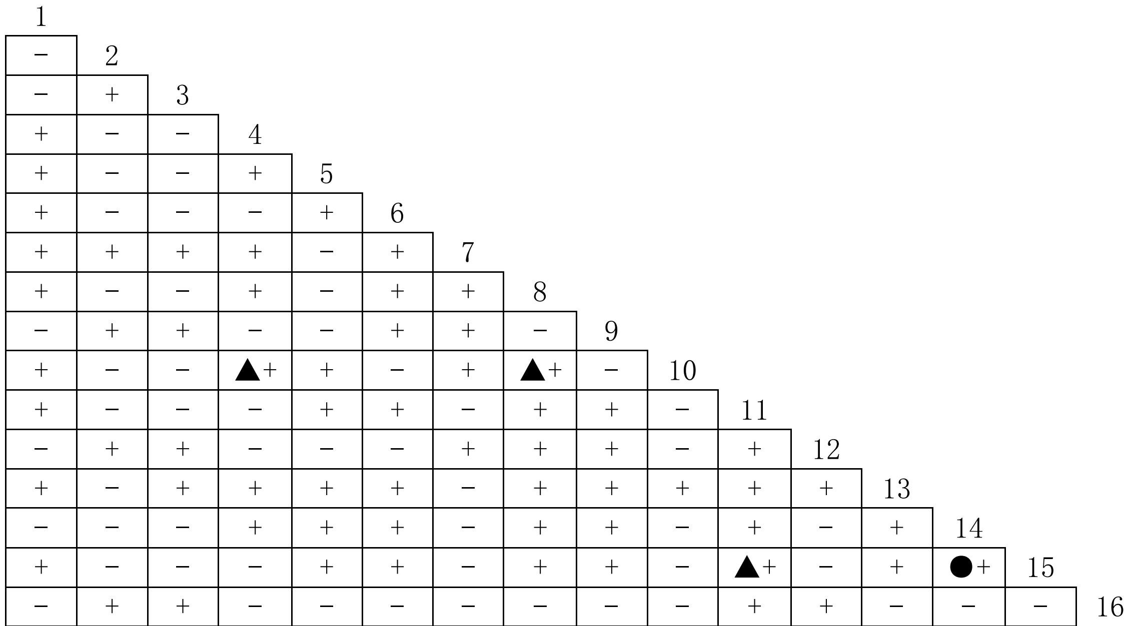
Fig. 1 Semi-matrix diagram of χ^2 test among dominant species of tree layer



Note: ●+ indicates extremely significant positive correlation, ▲+ indicates significant positive correlation, + indicates no significant positive correlation, - indicates no significant negative correlation.

图 2 灌木层优势物种间的χ^2统计量检验半矩阵图

Fig. 2 Semi-matrix diagram of χ^2 test among dominant species of shrub layer

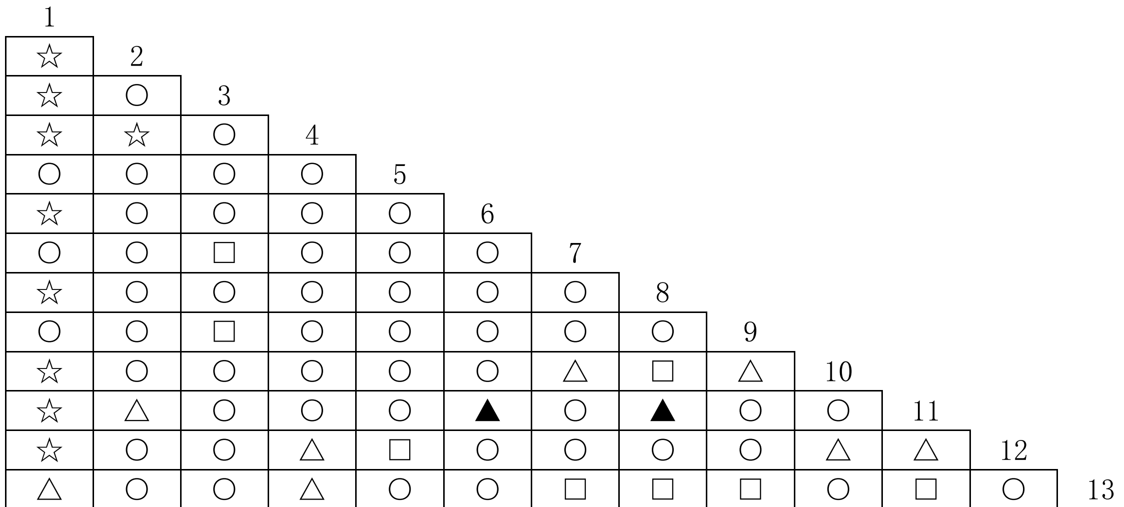


注：●+表示极显著正联结，▲+表示显著正联结，+表示不显著正联结，−表示不显著负联结。

Note: ●+ indicates extremely positive significant correlation, ▲+ indicates significant positive correlation, + indicates no significant positive correlation, - indicates no significant negative correlation.

图 3 草本层优势物种间的χ^2统计量检验半矩阵图

Fig. 3 Semi-matrix diagram of χ^2 test among dominant species of herb layer

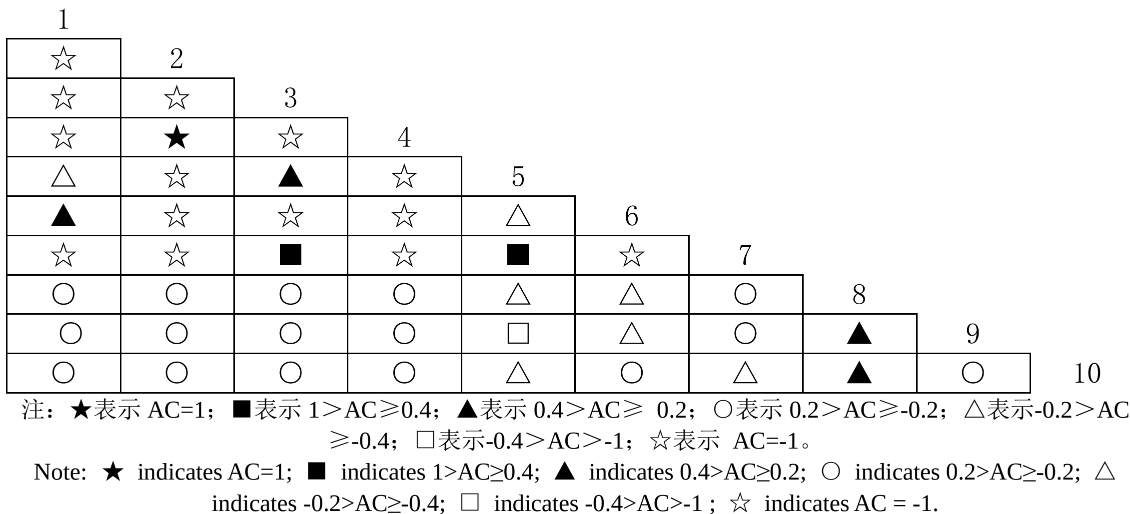


注：▲表示 0.4＞AC≥ 0.2；○表示 0.2＞AC≥-0.2；△表示-0.2＞AC≥-0.4；□表示-0.4＞AC＞-1；☆表示 AC=-1。

Note: ▲ indicates 0.4>AC≥0.2; ○ indicates 0.2>AC≥-0.2; △ indicates -0.2>AC≥-0.4; □ indicates -0.4>AC>-1; ☆ indicates AC=-1.

图 4　乔木层优势物种间联结系数 *AC* 半矩阵图

Fig. 4 Semi-matrix diagram of interspecific association coefficient among dominant species of tree layer

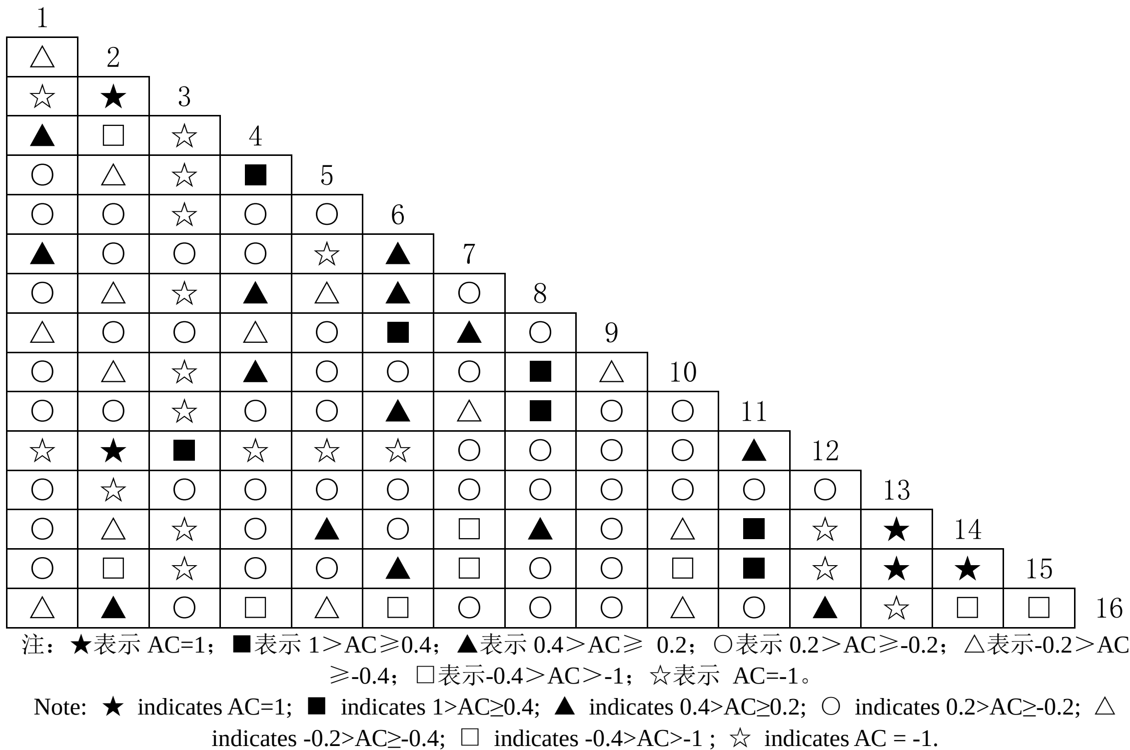


注：★表示 AC=1；■表示 1＞AC⩾0.4；▲表示 0.4＞AC⩾ 0.2；○表示 0.2＞AC⩾-0.2；△表示-0.2＞AC⩾-0.4；□表示-0.4＞AC＞-1；☆表示 AC=-1。

Note: ★ indicates AC=1; ■ indicates 1>AC≥0.4; ▲ indicates 0.4>AC≥0.2; ○ indicates 0.2>AC≥-0.2; △ indicates -0.2>AC≥-0.4; □ indicates -0.4>AC>-1 ; ☆ indicates AC = -1.

图 5 灌木层优势物种间联结系数 *AC* 半矩阵图

Fig. 5 Semi-matrix diagram of interspecific association coefficient among dominant species of shrub layer



注：★表示 AC=1；■表示 1＞AC⩾0.4；▲表示 0.4＞AC⩾ 0.2；○表示 0.2＞AC⩾-0.2；△表示-0.2＞AC⩾-0.4；□表示-0.4＞AC＞-1；☆表示 AC=-1。

Note: ★ indicates AC=1; ■ indicates 1>AC≥0.4; ▲ indicates 0.4>AC≥0.2; ○ indicates 0.2>AC≥-0.2; △ indicates -0.2>AC≥-0.4; □ indicates -0.4>AC>-1 ; ☆ indicates AC = -1.

图 6 草本层优势物种间联结系数 *AC* 半矩阵图

Fig. 6 Semi-matrix diagram of interspecific association coefficient among dominant species of herb layer

3 讨论与结论

3.1 神农架天然针阔混交林群落正趋向稳定

大多学者认为，随着群落演替的进行，种对正负联结比将逐渐＞1，种群间的关联程度逐步趋于显著正联结，群落组成和结构趋于稳定，从而形成物种共存（叶权平等，2018；张东梅等，2018）。根据χ^2检验结果，神农架天然针阔混交林群落乔木层、灌木层、草本层优势物种的种对正负联结比依次为 0.70、0.61、1.14，相较草本层，乔木层和灌木层优势物种间联结较弱，层次结构不够稳定。而经统计量检验，针阔混交林群落不同层次（乔木层、灌木层、草本层）的总体联结性均呈现显著正联结，说明神农架天然针阔混交林群落正不断完善，朝着稳定的方向演替。

3.2 乔木层针、阔叶优势物种竞争激烈

一般而言，种间的正联结是由于二者具有相似的生境和相近的生物学特性（杨兆静等，2013），也可能是某种互生或共生关系所致（Peters，2003）。许金石等（2014）认为陕西荚蒾、中华绣线菊和水栒子均为耐荫植物，常居灌丛和林下，生态位相似，种间呈正联结。张悦等（2015）及农友等（2016）也给出了类似证明。乔木层中的四蕊槭和四川樱桃都属于喜阳树种，所处生态位一致，种对之间存在资源共享，因而种间呈现正相关。湖北花楸和湖北海棠、短梗稠李的生活习性相似，共同出现的概率较大，表现为正相关。物种间的显著正相关，可能也与物种的频度和多度有关，刘翔宇等（2017）认为正联结在一定程度上与种对的多度有关。乔木层中密毛灰栒子分别和四川樱桃、灰栒子、短梗稠李呈极显著正相关，这可能是由于这 4 个物种多度较大，种对易表现为强的正联结。李丘霖等（2017）总结出种间联结性与生态位重叠呈正相关，即种间正联结越强，生态位重叠越大。

由于生态位重叠过多容易造成资源竞争使大多种对表现为负联结，例如群落中巴山冷杉分别和华中山楂、山杨、四川樱桃、灰栒子、短梗稠李、红桦、密毛灰栒子、湖北花楸组成的种对，均表现为极显著负联结。巴山冷杉作为神农架针阔混交林群落的建群种，其频度及个体数较大，具备竞争极利优势，将占据并主导群落的演替趋势。同时可以发现，华山松和山杨、红桦、湖北海棠等表现为显著负联结，群落中针叶和阔叶树种间表现为强烈的竞争关系，正联结关系仅存在阔叶树种间。

根据χ^2检验结果和 AC 均可看出乔木层优势物种间不显著关联种对占总对数比例高，大多物种之间联结性弱，可能是生境过滤以及物种对微生境的适应，使得物种生态位存在一定分化，各物种间联结性弱。

3.3 灌木层及草本层优势物种间多呈负联结或关联性弱

灌木层秀丽莓和峨眉蔷薇种对均属蔷薇科，鄂西绣线菊和土庄绣线菊种对均为绣线菊属，种对之间生态习性相似且对生境要求也极为一致而表现为显著正相关。草本层中峨眉蹄盖蕨和三褶脉紫菀、六叶葎，早熟禾和湖北大戟、大落新妇，山酢浆草和三褶脉紫菀、峨眉蹄盖蕨，白头蟹甲草和散序地杨梅、松荫蓼，这些种对对群落微生境的适应力及资源利用力相当，表现为显著正相关。

而灌木层和草本层优势物种间负关联种对多达 48.89%和 34.17%。陈倩等（2018）认为具有相似生态学特性的生物由于对有限资源的竞争而互相排斥，导致生态位分离。灌木层中的鄂西绣线菊和刺梗蔷薇、秀丽莓种对，刺梗蔷薇和峨眉蔷薇、土庄绣线菊、秀丽莓种对，土庄绣线菊和秀丽莓种对，可能是由于生态习性一致使得种对间竞争激烈，均表现为极显著负联结。对生境需求及生态习性相似的种群易存在种内及种间竞争（叶全平等，2018）。草本层物种比如黄毛草莓喜光，中日金星蕨多分布于疏林，二者对光照喜好一致，因而产生竞争；湖北大戟分别和异鳞薹草、散序地杨梅、黄毛草莓、紫花堇菜、松荫蓼等之间表现为极显著负关联，这些草本植物均定植在沟溪边或潮湿处。而陈玉凯等（2011）提出对环境喜好的差异以及种间竞争会导致种对间负关联的形成，红椆喜光而狗牙花耐荫，二者生态位分离；谷木和狗牙花同处灌木层，生境相似竞争激烈，种群间相互排斥。生境因子需求不同或者资源利用相异的种对间往往表现出显著负联结，这一现象与物种的生境偏好有关。本研究中尚未明显发现同层次中因生境需求不同而生态位分离呈负联结的种对，这种现象可能存在不同层次组成的种对中，还需做进一步对比验证。

灌木层和草本层优势物种间无关联种对多达 35.56%和 44.17%。刘润红等（2018）认为各种群占据利于自身的生态位，相互竞争和依赖大为降低使种对关联较弱，这种种间松散的

关系可能是枫杨群落共存的机制之一。种间联结松散，物种之间相互竞争和相互依赖性较低。张岗岗等（2015）提出种间联结松散可能受物种的生态学特性、生态位分化和演替时空的影响。神农架针阔混交林样地微生境复杂多样，物种对微生境的适应下，灌木层和草本层优势物种间可能会避免竞争使生态位存在分化，因而表现为各物种间联结性弱。

通过对神农架天然针阔混交林群落种间联结性的探讨，可以发现：乔木、灌木、草本层的优势物种间的联结性均为显著正关联，各层次正趋向稳定。少数种对的生境趋同性使种间表现为正联结，由于生态位重叠过多造成资源竞争使大多种对表现为负联结，同时，较多优势种因占据合适的生态位使种对联结性弱。

参考文献：

CHEN Q, CHEN J, ZHNG JJ, et al.，2018. Interspecific association and functional group classification of the dominant populations in shrub layer in secondary forest of *Pinus tabuliformis* in Qinling Mountain，China[J]. Chin J Appl Ecol, 29 (6): 1736-1744. [陈倩，陈杰，钟娇娇，等，2018. 秦岭山地油松天然次生林灌木层主要种群种间联结性与功能群划分[J]．应用生态学报，29（6）：1736-1744.]

CHEN YK, YANG XB, LI DH, et al.，2011. Interspecific associations among dominant plant populations in *Keteleeria hainanensis* communities in Bawangling，Hainan Island[J]. Plant Sci J, 29 (3): 278-287. [陈玉凯，杨小波，李东海，等，2011. 海南霸王岭海南油杉群落优势种群的种间联结性研究[J]．植物科学学报，29（3）： 278-287 .]

DENG LP, BAI XJ, LI LL, et al.， 2015. Interspecific association and correlation among dominant woody plants of secondary forest in montane region of eastern Liaoning Province，China[J]. Chin J Ecol, 34 (6):1473-1479.[邓莉萍，白雪娇，李露露，等，2015. 辽东山区次生林优势木本植物种间联结与相关分析[J]．生态学杂志，34（6）： 1473-1479.]

DICE LR, 1945. Measures of the amount of ecologic association between species[J]. Ecology, 26 (3): 297-302.

GONG ZW, KANG XG, GU L, et al.， 2011. Interspecific association among arbor species in two succession stages of spruce-fir conifer and broadleaved mixed forest in Changbai Mountains， northeastern China[J]. J Beijing For Univ, 33 (5): 28-33. [龚直文，亢新刚，顾 丽，等，2011. 长白山云冷杉针阔混交林两个演替阶段乔木的种间联结性[J]．北京林业大学学报，33（5）：28-33.]

LI QL, ZONG XH, DENG HP, et al.， 2017. Niche and interspecific association of dominant species in tree layer of Chishui *Alsophila spinulosa* community[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 37 (7): 1422-1428. [李丘霖，宗秀虹，邓洪平，等，2017. 赤水桫椤群落乔木层优势物种生态位与种间联结性研究[J]．西北植物学报，37（7）：1422-1428.]

LIEBERMAN M, LIEBERMAN D, 2007. Nearest-neighbor tree species combinations in tropical forest: the role of chance, and some consequences of high diversity[J]. Oikos, 116 (3): 377-386.

LIU H, DU RW, WANG Y, et al.，2017. Effects of *Eupatorium adenophorum* on interspecific association and the stability of companion species in Liangshan Prefecture of Sichuan Province[J]. Acta Ecol Sin, 37 (15): 5031-5038．[刘海，杜如万，王 勇，等，2017. 紫茎泽兰对四川省凉山州共生植物种间联结性及稳定性的影响[J]．生态学报，37（15）：5031-5038.]

LIU RH, JIANG Y, CHANG B, et al.，2018. Niche of main wody plant populations of *Pterocarya stenoptera* community in riparian zone of Lijiang River, china[J]. Acta Ecol Sin, 38 (19): 6881-6893．[刘润红，姜勇，常斌，等，2018. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种间联结与相关分析[J]．生态学报，38（19）：6881-6893.]

LIU XY, HE D, TIAN WB, et al.，2017. Patterns of species associations in woody plants in forest communities of Putuoshan Island, Zhejiang, China[J]. Chin J Plant Ecol, 41 (12): 1219-1227. [刘翔宇，何东， 田文斌，等，2017. 浙江普陀山岛森林木本植物的种间关联格局[J]．植物生态学报，41（12）：1219-1227.]

MA MZ, SHEN GZ, XIONG GM, et al.， 2017. Characteristic and representativeness of the

vertical vegetation zonation along the altitudinal gradient in Shennongjia Natural Heritage[J]. Chin J Plant Ecol, 41 (11): 1127-1139. [马明哲，申国珍，熊高明，等，2017. 神农架自然遗产地植被垂直带谱的特点和代表性[J]. 植物生态学报，41（11）: 1127-1139.]

NONG Y, ZHENG L, JIA HY, et al.，2016. Interspecific associations between south subtropical forest plant community species in Daqingshan of Guangxi[J]. Guihaia, 36 (7): 848-858. [农友，郑路，贾宏炎，等，2016. 广西大青山南亚热带森林植物群落的种间联结性[J]. 广西植物，36（7）：848-858.]

PAN G, ZHANG HP, PAN G, et al.，2017. Interspecific associations of dominant plant populations in a mid-subtropical *Choerospondias axillaris* forest[J]. Chin J Ecol, 36 (4): 892-901.[潘高，张合平，潘登，2017. 中亚热带南酸枣林优势种群的种间联结性[J]. 生态学杂志，36（4）：892-901.]

PETERS H, 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forest[J]. Ecol Lett, 6 (8): 757-765.

SCHLUTER D, 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications[J]. Ecology, 65 (3): 998-1005.

WANG BS， PENG SL， 1985. Studies on the measuring techniques of interspecific association of the lower subtropical evergreen－broadleaved forest. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association[J]. Acta Phytoecol Geobot, 9 (4): 274-285. [王伯荪，彭少麟，1985. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究——Ⅰ.种间联结测式的探讨与修正[J]. 植物生态学与地植物学丛刊，9（4）： 274-285.]

WANG BS, 1995. Acta populations[M]. Guangzhou: Higher Education Press: 197. [王伯荪，1995. 植物种群学[M]. 广州：广东高等教育出版社:197.]

WARD JS, PARKER GR, FERRANDINO FJ, 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest[J]. For Ecol Manag, 83 (3): 189-202.

XIE ZQ, SHEN GZ, ZHOU YB, et al.，2017. The outstanding universal value and conservation of the Shennongjia World Natural Heritage Site[J]. Biodivers Sci, 25 (5): 490-497. [谢宗强，申国珍，周友兵，等，2017. 神农架世界自然遗产地的全球突出普遍价值及其保护[J]. 生物多样性，25（5）：490-497.]

XU JS, CHEN Y, WANG GX, et al.，2014. Interspecific association of dominant woody plant communities in Qiao Shan forest region, Shaanxi[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 34 (7): 1467-1475. [许金石，陈 煜，王国勋，等，2014. 陕北桥山林区主要木本植物群落种间联结性[J]. 西北植物学报， 34（7）：1467-1475.]

XU JS, WANG M, CAI YF, et al.， 2015. Interspecific Association of Medicinal Herbs in ziwuling Region[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 35 (11): 2307-2314. [许金石，王 茂，柴永福，等，2015. 子午岭地区草本药用植物种间联结性研究[J]. 西北植物学报，35（11）：2307-2314.]

XU MH, LIU M, ZAI DT, et al.， 2016. A review of contents and methods used to analyze various aspects of plant interspecific associations[J]. Acta Ecol Sin, 36 (24): 8224-8233. [徐满厚，刘 敏，翟大彤，等，2016. 植物种间联结研究内容与方法评述[J]. 生态学报，36（24）：8224-8233.]

YANG Q, LIU S, HU C, et al.，2016. Ecological species groups and interspecific association of vegetation in natural recovery process at Xiejiadian landslide after 2008 Wenchuan earthquake[J]. J Mt Sci, 13 (9): 1609-1620.

YANG ZJ, ZHANG QD, LI H, et al.，2016. Inter-specific correlations among dominant populations of woody *Syringa reticulata* communities in Wulu Mountain Nature Reserve，Shanxi Province of China[J]. Plant Sci J, 31 (1): 42-48. [杨兆静，张钦弟，李 豪，等，2013. 山西五鹿山自然保护区暴马丁香群落木本植物种间联结性分析[J]. 植物科学学报，31（1）：42-48.]

YE QP, ZHANG WH, YU SC, et al.，2018. Interspecific association of the main tree populations of the *Quercus acutissima* community in the Qiaoshan forest area[J]. Acta Ecol Sin, 38

(9): 3165-3174. [叶权平，张文辉，于世川，等，2018. 桥山林区麻栎群落主要乔木种群的种间联结性[J]. 生态学报，38（9）：3165-3174.]

ZHANG DM, ZHAO WZ, LUO WC, et al.，2018. Niche and interspecific association of dominant plant species in saline-alkaline soils of desert steppe zone[J]. Chin J Ecol, 37 (5): 1307-1315. [张东梅，赵文智，罗维成，2018. 荒漠草原带盐碱地优势植物生态位与种间联结[J]. 生态学杂志，37（5）：1307-1315.]

ZHANG GG, WANG DX, ZHANG MX, et al.， 2015. Interspecific association and correlation of main species in the succession process of pine oak forest community on the South-facing slopes in Qinling Mountain[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 35 (8): 1657-1668. [张岗岗，王得祥，张明霞，等，2015. 秦岭南坡松栎林群落演替过程中种间联结性和相关性研究[J]. 西北植物学报，35（8）：1657-1668.]

ZHANG JT, 2004. Quantitative ecology[M]. Beijng: Science Press: 100. [张金屯，2004. 数量生态学[M]. 北京：科学出版社：100.]

ZHANG Y, GUO LP, YI XM, et al.，2015. Analysis of interspecific associations among major tree species in three forest communities on the north slope of Changbai Mountain[J]. Acta Ecol Sin, 35 (1): 106-115. [张悦，郭利平，易雪梅，等，2015. 长白山北坡 3 个森林群落主要树种种间联结性[J]. 生态学报，35（1）：106-115.]

ZHANG ZY, TAO DD, LI DZ, 2016. An analysis of interspecific associations of *Pinus squamata* with other dominant woody species in community succession[J]. Biodivers Sci, 11 (2): 125-131. [张志勇，陶德定，李德铢，2003. 五针白皮松在群落演替过程中的种间联结性分析[J]. 生物多样性，11（2）：125-131.]

ZHOU LL, ZHANG QQ, ZHAO YT, et al.，2015. Species association and correlation between vertical layers in the *Liquidambar formosana* community in Tiantong region, Zhejiang Province[J]. Chin J Plant Ecol, 39 (12): 1136-1145. [周刘丽，张晴晴，赵延涛，等，2015. 浙江天童枫香树群落不同垂直层次物种间的联结性与相关性[J]. 植物生态学报，39（12）：1136-1145.]

ZHOU N, 2013. On the advantages of coniferous and broad-leaved mixed forest[J]. Technol Innovat Appl, 47 (7): 257-257. [周宁，2013. 论针阔混交林的优势[J]. 科技创新与应用，47（7）：257-257.]